

Fantoompopulaties en extinctieschuld

Biodiversiteit in gefragmenteerde Hagelandse natuurgebieden

Jozefien Goovaerts, Olivier Honnay & Tobias Ceulemans

Vlaamse natuurgebieden zijn in de regel kleine restanten van historisch meer aaneengesloten ecosystemen. Niettemin herbergen veel van deze natuureilandjes nog een bijzondere biodiversiteit. Met gericht natuurbeheer wordt getracht om populaties van kwetsbare planten- en diersoorten te behouden. Maar hoe duurzaam is de biodiversiteit in onze kleine en vaak geïsoleerde natuurgebieden? Hier gaan we na in welke mate plantensoorten in het Hageland lijden onder een extinctieschuld. Dat wil zeggen dat de populaties van de soorten nog wel aanwezig zijn in de natuurgebieden, maar dat ze omwille van de kleine oppervlakte en hoge graad van isolatie onherroepelijk zullen uitsterven.



Soortenrijk dotterbloemhooiland met Brede orchis *Dactylorhiza fistulosa* in de Wingevallei. (© Tobias Ceulemans)

Extinctieschuld en kolonisatiekrediet

Extinctieschuld treedt op als gevolg van habitatfragmentatie, waardoor populaties zich nog in leefgebieden bevinden die eigenlijk te klein en te versnipperd zijn geworden voor het behoud van een levensvatbare populatie (begrippen zie **Box 1**).

Deze populaties zijn fantoompopulaties. Ze kunnen nog enige tijd overleven, maar aangezien de rekrutering van nieuwe individuen in dergelijke populaties kleiner is dan het aantal individuen dat sterft, doven deze populaties langzaam uit. De historische fragmentatie creëert dus een openstaande extinctieschuld, die op korte of lange termijn onherroepelijk afbetaald moet worden.

Box 1: Begrippen

Habitatfragmentatie: proces waarin een uitgestrekt habitat omgezet wordt in een aantal kleinere patches, die geïsoleerd zijn van elkaar door een matrix van minder tot ongeschikt habitat.

Extinctieschuld: uitgesteld uitsterven van soorten doordat een afname in oppervlakte of connectiviteit van het leefgebied geen levensvatbare populaties meer toelaat.

Kolonisatiekrediet: het afwezig zijn van soorten in een leefgebied ook al zouden de omstandigheden hun voorkomen toelaten. Het onvermogen om het leefgebied te koloniseren kan te wijten zijn aan beperkte verspreidingscapaciteiten of de afwezigheid van een langlevende zaadbank.

Relaxatietijd: de tijd verstreken sinds het optreden van habitatverlies totdat een nieuw evenwicht bereikt wordt en alle extincties hebben plaatsgevonden.

Genetische drift: door toevalsfactoren worden zelden alle allelen (verschillende versies van eenzelfde gen) in dezelfde frequentie doorgegeven van generatie op generatie. Voornamelijk bij kleine populaties leidt genetische drift tot het verlies aan genetische variatie, doordat sommige allelen (vooral zeldzame) door toeval niet worden doorgegeven aan een volgende generatie.

Genetische variatie: beschikbare diversiteit in genetisch materiaal (onder de vorm van allelen, verschillende versies van eenzelfde gen) binnen een individu of een populatie.

Genetische erosie: het verlies aan genetische variatie in een populatie als gevolg van willekeurige genetische drift en inteelt.

Inteelt: voortplanting tussen genetisch verwante individuen, waardoor nakomelingen meer kans hebben om twee identieke (en mogelijk nadelige) varianten van een gen over te erven.

Fitness: maat voor voortplantingssucces.

Omgevingsstochastiteit: toevallige veranderingen in de omgevingsomstandigheden.

Mengpopulatie: een populatie die ontstaat door het kruisen van verschillende natuurlijke populaties en als gevolg hiervan een hogere genetische variatie herbergt.

Deze extincties zijn bovendien vaak definitief omdat de kolonisatie van individuen uit naburige populaties in het huidige sterk versnipperde landschap nagenoeg onmogelijk is (Mergaey 2017).

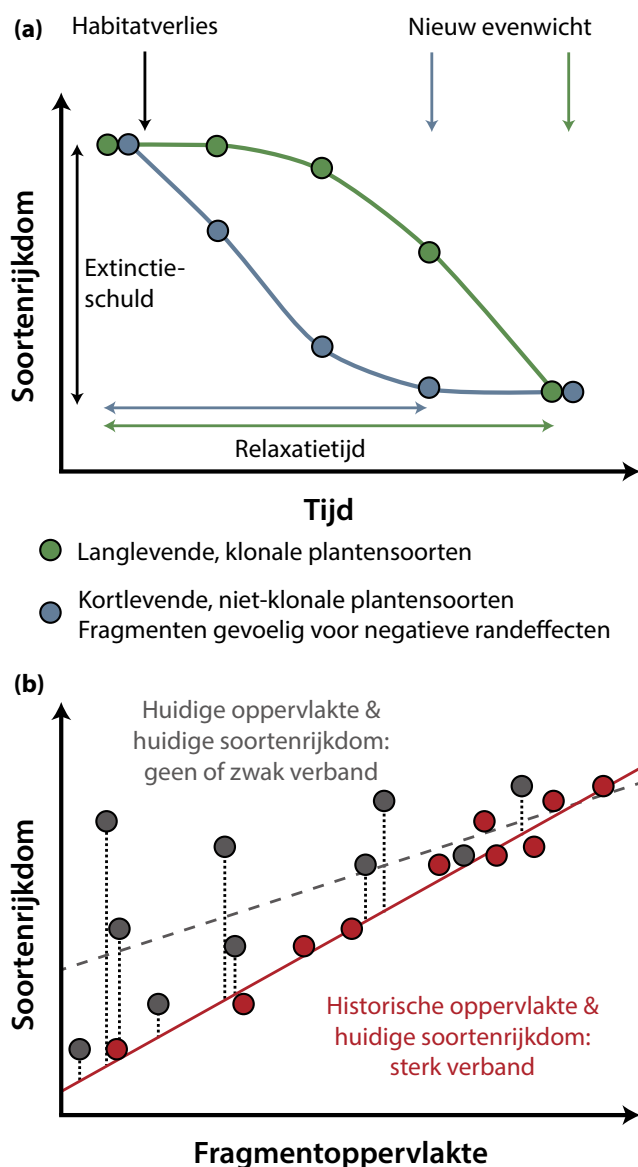
Naast de extinctieschuld bestaat er ook zoiets als een kolonisatiekrediet. Zoals veel natuurbeheerders weten zijn natuurherstelwerkzaamheden niet altijd even succesvol. Een bekend fenomeen is dat na heideherstel vaak bijna uitsluitend plantensoorten met een langlevende zaadbank zoals Struikhei *Calluna vulgaris* verschijnen, terwijl doelsoorten die niet over een zaadbank beschikken zoals Blauwe knoop *Succisa pratensis* ontbreken. Ook na bosherstel worden er in de kruidlaag vaak alleen algemene plantensoorten zoals Geel nagelkruid *Geum urbanum* waargenomen, terwijl beoogde doelsoorten zoals Eenbes *Paris quadrifolia* ontbreken. Deze natuurherstelgebieden vertonen dus nog een zogenaamd openstaand kolonisatiekrediet. Hoewel het milieu door natuurherstel opnieuw geschikt is, kunnen plantensoorten die slechts over beperkte verspreidingscapaciteiten beschikken de herstelde gebieden niet meer bereiken in het gefragmenteerde landschap.

Waarom verdwijnen soorten ondanks natuurbeheer?

Vaak verloopt er een aanzienlijke periode (de zogenaamde relaxatietijd) tussen het verlies van oppervlakte en connectiviteit van het leefgebied en het effectief verdwijnen van soorten (Figuur 1a). Dit komt voor natuurbeheerders vaak als een

onaangename verrassing. Er wordt immers verondersteld dat, mits goed uitgevoerd natuurbeheer en ideale milieuomstandigheden, populaties van kwetsbare doelsoorten kunnen standhouden. Helaas is het verdwijnen van fantoompopulaties vaak niet te wijten aan een tastbare milieuverandering. Daarom is het belangrijk om met mogelijke extinctieschuld rekening te houden bij het uittekenen van een doeltreffend biodiversiteitsbeleid voor kwetsbare soorten. Als de extinctieschuld in een landschap groot is, wordt het aantal effectief bedreigde soorten immers meestal onderschat (Hanski & Ovaskainen 2002). In Vlaanderen, waar een grote oppervlakte aan natuurlijke habitats de afgelopen tientallen decennia verdwenen is, kan verwacht worden dat extinctieschuld een algemeen fenomeen is.

Kleinere fragmenten kunnen slechts kleinere populaties van een bepaalde soort herbergen, waardoor er een grotere kans bestaat op extinctie. Dit komt enerzijds door de negatieve impact van genetische drift in kleine populaties (zie Box 1). Genetische drift treedt op omdat niet alle individuen van een populatie zich met evenveel succes voortplanten, waardoor slechts een fractie van de aanwezige genetische variatie wordt doorgegeven aan de nakomelingen. Terwijl in grote populaties voldoende individuen aanwezig zijn om steeds voldoende genetische variatie door te geven aan de volgende generatie, leidt genetische drift in kleine populaties al snel tot het verdwijnen van genetische diversiteit. Anderzijds treedt in kleine populaties ook sneller inteelt of zelfbestuiving op, waardoor schadelijke genetische mutaties in het nageslacht sneller tot uiting komen.



Figuur 1. (a) Conceptueel model van extinctionschuld. Voor er habitatverlies plaatsvindt, is de soortenrijkdom in een habitatfragment hoog en in evenwicht. Na habitatverlies sterven niet alle soorten onmiddellijk uit. De extinctionschuld is het verschil tussen het aantal soorten dat overblijft na het habitatverlies en het nieuwe theoretische evenwicht. Relaxatietijd is de tijd verstrekend sinds het habitatverlies tot het nieuwe evenwicht bereikt is. Fragmenten met veel kortlevende, niet-klonale plantensoorten of fragmenten onderhevig aan negatieve randeffecten zullen sneller een nieuw evenwicht in plantensoortenrijkdom bereiken dan fragmenten met veel langlevende, klonale plantensoorten. Gewijzigd overgenomen van Kuussaari et al. (2009). (b) Vaststellen van extinctionschuld door gebruik te maken van historische en huidige habitatkarakteristieken. Indien de huidige soortenrijkdom beter correleert met historische landschapsvariabelen in vergelijking met huidige landschapsvariabelen, wijst dit op een extinctionschuld. De extinctionschuld wordt hier weergegeven door middel van de stippellijnen, die de afwijking in soortenrijkdom ten opzichte van de beste trendlijn weergeeft. Gewijzigd overgenomen van Kuussaari et al. (2009).

De combinatie van bovenstaande processen leidt in kleine populaties tot genetische erosie, wat zich bij planten uit in een sterk verminderde kiemkracht van de zaden en een aantasting van het aanpassingsvermogen aan gewijzigde milieuomstandigheden (Honnay et al. 2008, Honnay & Jacquemyn 2010). In theorie kan genetische erosie tegengegaan worden door het uitwisselen van genetische variatie met naburige plantenpopulaties door

bijvoorbeeld uitwisseling van zaden of pollen. Helaas produceren kleine populaties ook maar weinig zaden en pollen, waardoor de kans veel kleiner is dat ze een naburig geschikt fragment kunnen bereiken. Bovendien is in een gefragmenteerd landschap de afstand tussen naburige fragmenten vaak onoverbrugbaar (Mergeay 2017). Tot slot zijn kleine en geïsoleerde plantenpopulaties meestal moeilijk te vinden en bieden ze te weinig voedsel voor bestuivers die doeltreffend pollen tussen populaties zouden kunnen transporteren (Steffan-Dewenter & Tschamntke 1999, Honnay et al. 2005).

Naast genetische erosie spelen ook toevalsfactoren in kleine fragmenten een grotere rol dan in grote fragmenten. In grote fragmenten is de kans bijvoorbeeld groter dat er bij een extreme droogte toch nog enkele geschikte locaties overblijven waar individuen van droogtegevoelige soorten kunnen overleven. Ook een toevallige sterfte door bijvoorbeeld vraat of ziekte heeft in grote populaties proportioneel een veel kleiner gevolg voor de demografie en genetische variatie van een populatie. Tot slot is de kans op succesvolle vestiging van kiemplanten groter in een groot fragment, waar plaats is voor meer verschillende kansrijke kiemplanten (Lande 1993, Matthies et al. 2004).

Extinctie met verschillende snelheden

De omvang en snelheid van het verdwijnen van soorten door extinctionschuld is afhankelijk van de kenmerken van de betrokken plantensoorten, de landschapsconfiguratie van de overblijvende habitatfragmenten en de verstrekende tijd sinds de habitatfragmentatie. Trage extinctie, en dus een lange relaxatietijd, komt vaker voor bij langlevende plantensoorten dan bij kortlevende plantensoorten (Vellend et al. 2006, Bommarco et al. 2014). Populaties van eenjarige plantensoorten zijn bijvoorbeeld veel gevoeliger voor genetische erosie aangezien ze zich elk jaar voortplanten. Bij plantensoorten die zich voornamelijk klonaal voortplanten of die dormante levensstadia zoals zaadbanken vertonen, is de extinctie daarentegen een traag proces (Saar et al. 2012). Snelle extinctie, en dus een korte relaxatietijd, wordt ook vaker vastgesteld bij habitatspecialisten omdat deze gevoeliger zijn voor kleine milieuveranderingen dan generalistische plantensoorten (Kuussaari et al. 2009). Korte relaxatietijd valt ook te verwachten in habitatfragmenten met een ongunstige landschapsconfiguratie, zoals een relatief grote omtrek ten opzichte van hun oppervlakte. Soorten in deze fragmenten zullen namelijk meer last ondervinden van negatieve randeffecten zoals inspoeling van meststoffen en bestrijdingsmiddelen nabij akkers, waardoor het moeilijker is om levensvatbare populaties te behouden. Tot slot is ook de tijd sinds de habitatfragmentatie een belangrijke factor die de omvang van extinctionschuld in een landschap bepaalt. Indien habitatfragmentatie nog relatief recent is opgetreden, kan verwacht worden dat er nog verschillende soorten moeten verdwijnen. Als een landschap al lange tijd geleden gefragmenteerd is, kan worden verwacht dat de extinctionschuld reeds afbetaald is (Adriaens et al. 2006).

Detecteren van extinctionschuld

Om inzicht te krijgen in de mogelijke toekomstige evolutie van populaties in gefragmenteerde habitats is het vaststellen van



Soortenrijk heischraal grasland met Grasklokje *Campanula rotundifolia* in Leuven. (© Tobias Ceulemans)

extinctieschuld van groot belang. Een lange relaxatietijd biedt namelijk nog de mogelijkheid om de onlangs gefragmenteerde leefgebieden opnieuw uit te breiden of te verbinden voor kwetsbare doelsoorten verdwijnen. Het kan ook inzichten verschaffen in de specifieke behoefte voor het uitbouwen van duurzame populaties en kan zo oppervlakte- en connectiviteitsrichtlijnen bieden voor natuurherstel.

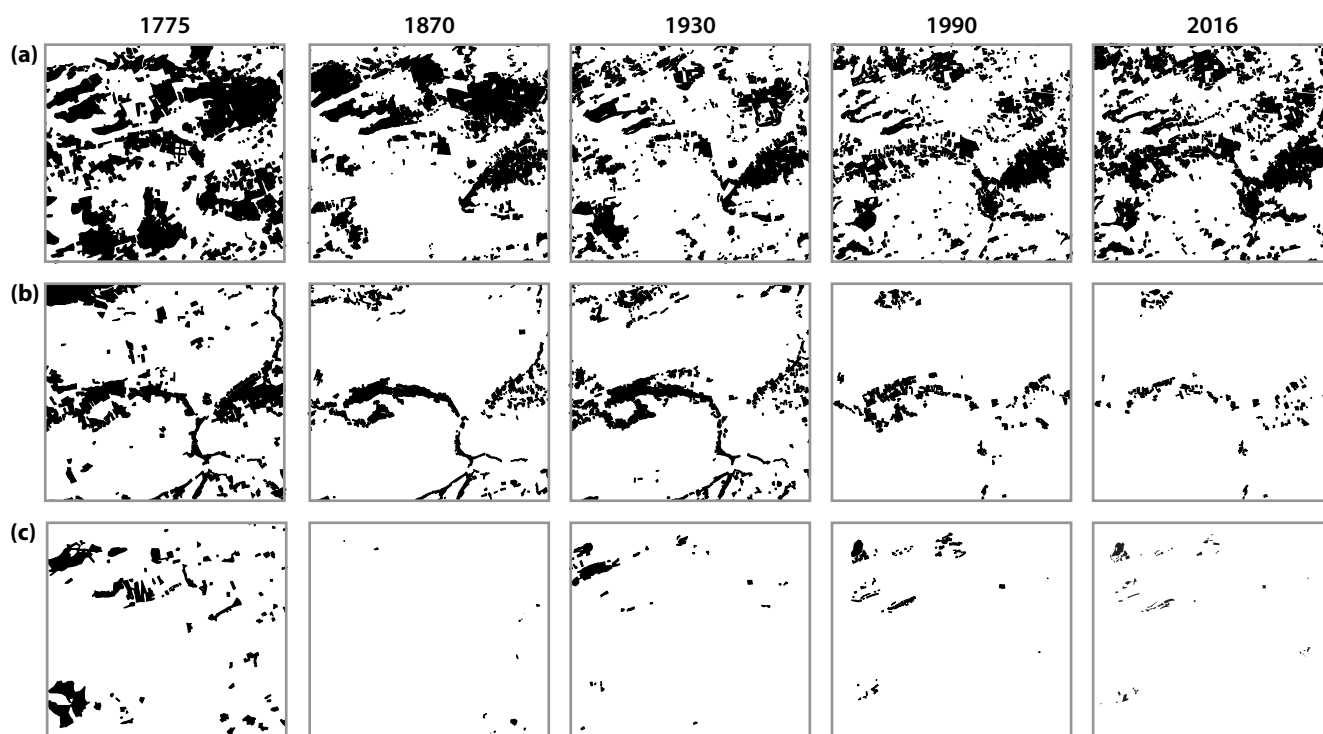
Er bestaan diverse methoden om extinctieschuld vast te stellen (Kuussaari et al. 2009). Een eerste manier maakt gebruik van de relatie tussen de soortenrijkdom van een habitatfragment en de oppervlakte van dat fragment. Zo kan de soortenrijkdom van een fragment die vandaag waargenomen wordt, gelinkt worden aan enerzijds de huidige oppervlakte van het habitatfragment, en anderzijds aan de historische oppervlakte van datzelfde fragment. Omdat het kleiner worden van habitats stelselmatig leidt tot het verdwijnen van soorten die nood hebben aan een voldoende groot leefgebied, zal een groot habitatfragment altijd soortenrijker zijn dan een vergelijkbaar klein habitatfragment. Er bestaat met andere woorden een typische relatie tussen de oppervlakte van een habitat en de soortenrijkdom. Deze relatie wordt verstoord door lange relaxatietijden van soorten in bepaalde habitatfragmenten. Ook lange kolonisatietijd door beperkte verbreidingscapaciteiten van soorten kan deze relatie verstoren. Hierdoor zal de huidige soortenrijkdom beter correleren met de historische oppervlakte van de habitatfragmenten dan met de huidige oppervlakte van hetzelfde habitatfragment (**Figuur 1b**). Als meer soorten aanwezig zijn dan verwacht op basis van de soort-oppervlakterelatie, is dit een aanwijzing voor

extinctieschuld. Omgekeerd is er sprake van kolonisatiekrediet als er minder soorten aanwezig zijn dan het verband voorspelt.

Meer dan twee eeuwen Hagelandse habitatfragmentatie in kaart

Het Hageland is gelegen in het oosten van Vlaams-Brabant, ruwweg tussen Leuven, Aarschot, Diest en Tienen en combineert invloeden van de Kempische zandgronden in het noordoosten, de alluviale Vlaamse vallei in het noordwesten en de Brabantse leemstreek in het zuiden. De afwisseling tussen langgerekte ijzerzandsteenheuvelds met heides en droge bossen en daartussen rivier- en beekvalleien met hooilanden en broekbossen zorgt voor een hoge habitatdiversiteit. Deze habitats raakten echter door verschillende ontginningsgolven vanaf de 10de tot ver in de 20ste eeuw steeds verder gefragmenteerd (Minnen en Vankerckhove 2000). Daarnaast zijn er sinds het einde van de 20ste eeuw toenemende inspanningen van natuurbeheerders om sommige van deze habitats te herstellen. Dit maakt van de streek een ideaal studieonderwerp om extinctieschuld en kolonisatiekrediet te onderzoeken.

Om de habitatfragmentatie van de bossen, heiden en hooilanden in het Hageland vanaf 1775 in kaart te brengen, werd historisch kaartmateriaal gedigitaliseerd door middel van een Geografisch Informatie Systeem (GIS). In dit onderzoek werd gebruik gemaakt van de Ferrariskaart van 1775, kaarten van Depot de la Guerre van het jaar 1870 en het jaar 1930 en satellietbeelden van 1990 en 2016 (**Figuur 2**). Bossen, heiden en



Figuur 2. Verspreiding van (a) bos, (b) hooiland en (c) heide in het studiegebied van 1775 tot 2016.

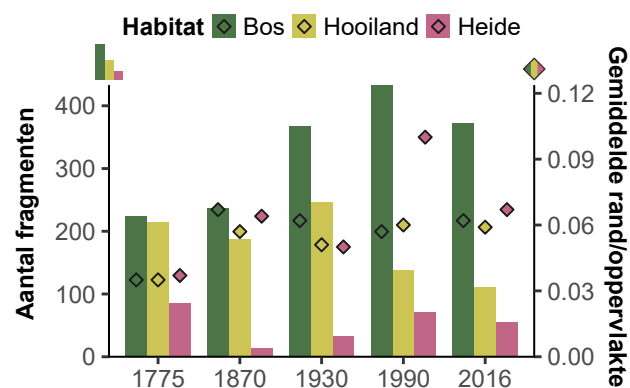
hooilanden waren op de gebruikte historische kaarten eenvoudig te onderscheiden doordat ze consequent uit de legendes afgeleid konden worden. Er werd geen onderscheid gemaakt tussen verschillende bos- heide- en hooilandtypes omdat deze op het terrein vaak in mozaïek voorkomen en omdat kwetsbare soorten vaak in de overgangen tussen verschillende types een geschikt leefgebied vinden. In het studiegebied zijn de verschillende bostypes voornamelijk elzenbroekbossen, eiken-beukenbossen en essen-eikenbossen. Onder de noemer 'hooiland' werden alleen de historisch permanente graslanden afgebakend. Het gaat om semi-natuurlijke graslandtypes als glanshaverhooilanden, kamgraslanden, dotterbloemgraslanden en blauwgraslanden. Intensieve landbouwgraslanden, zoals regelmatig gescheurde en ingezaaide raaigrasakkers, werden niet weerhouden als hooiland. Tot slot werden zowel de droge heides, natte heides als heischrale graslanden samen geclassificeerd als 'heide'.

Uit de analyse van het kaartmateriaal blijkt dat de totale oppervlakte van zowel bos, heide en hooiland tussen 1775 en 2016 met respectievelijk 63%, 89% en 94% afnam. Naast deze sterke afname van oppervlakte is er eveneens sprake van een fragmentatie van de drie habitattypes. Visuele vergelijking van de opeenvolgende kaartjaren laat zo een versnippering van grote aaneengesloten habitatfragmenten tot kleine, meer geïsoleerde fragmenten zien voor zowel bossen, hooilanden als heides (Figuur 2). Deze veranderingen in de landschapsconfiguratie doorheen de tijd kunnen ook met behulp van enkele landschapsmaten gekwantificeerd worden. Zo zien we dat het aantal fragmenten niet evenredig afneemt met de oppervlakte-afname (of in het geval van bossen zelfs toeneemt) en dat de verhouding tussen omtrek van het fragment en oppervlakte in de opeenvolgende kaartjaren toeneemt (Figuur 3). Hieruit blijkt dat zowel

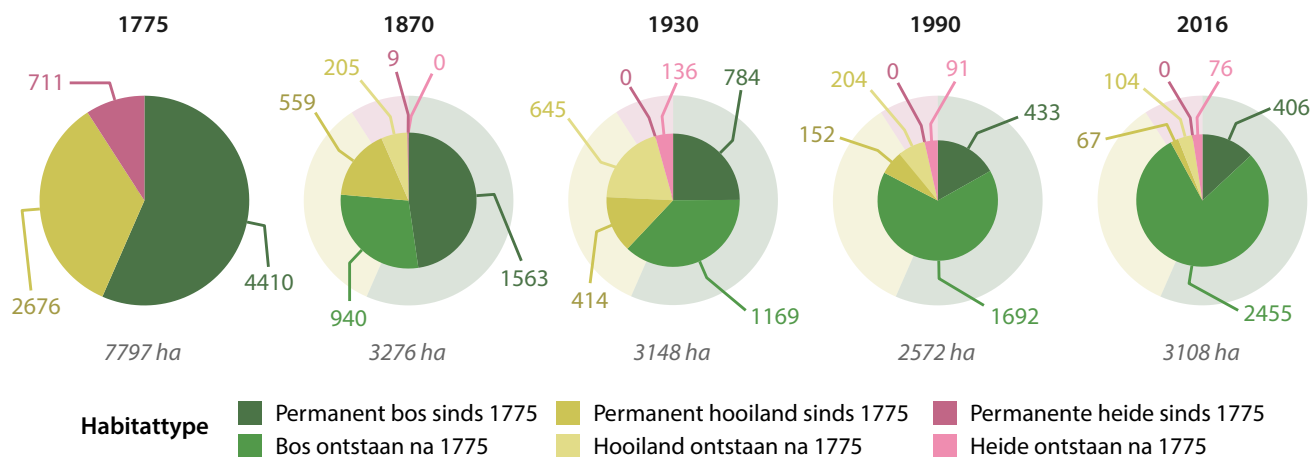
de gemiddelde isolatie ten opzichte van andere fragmenten als de invloed van randeffecten in de habitatfragmenten zijn toegenomen.

Historische ontbossing gevolgd door een recente toename van Hagelandse bossen

De oppervlakte bos in het jaar 1775 is een restant van het aaneengesloten bosmassief dat het Hageland domineerde tot in de 11de eeuw. Dit bosmassief was oorspronkelijk een deel van het Kolenwoud dat zich in de Romeinse periode uitstreckte van Henegouwen in het westen tot aan de Demer en de Gete in het oosten. Ook het Zoniënwood, Hallerbos en Meerdaalwoud zijn restanten van hetzelfde bosmassief. Na de 11de eeuw begon een massale ontginningsfase door de toenemende bevolking en de



Figuur 3. Totaal aantal fragmenten (balken) en gemiddelde omtrek-oppervlakte verhouding (diamanten) van bos, hooiland en heide over de verschillende kaartjaren.



Figuur 4. Oppervlakte van de habitattypen in het Hageland doorheen de jaren. De grootte van de taartdiagrammen is geschaald ten opzichte van de totale oppervlakte van alle habitattypen in 1775. Deze referentietoestand werd transparant weergegeven achter de diagrammen van de daaropvolgende kaartjaren ter illustratie van de inkrimping van de oppervlakte semi-natuurlijke habitat in de streek.

bijkomende vraag naar brandhout en landbouwgrond (Minnen en Van Kerckhove 2000).

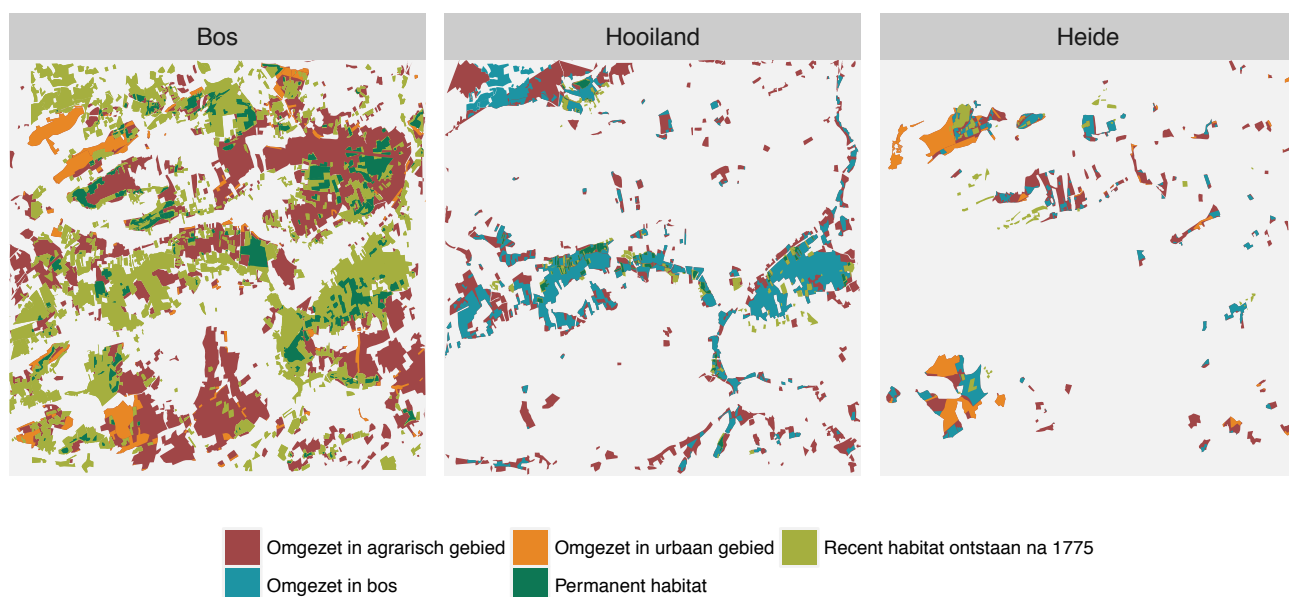
De afname met 5.672 ha (73 %) van bosoppervlakte tussen 1775 en 1930 is voornamelijk toe te schrijven aan de omzetting van grote aangesloten bossen in het zuiden en het noordoosten van het studiegebied voor de uitbreiding van landbouwgebied (Figuur 5). Tussen 1990 en 2016 stijgt de totale bosoppervlakte terug met 736 ha. Dit zal enerzijds te wijten zijn aan populierenaanplantingen op de natte valleihooilanden en anderzijds aan de spontane verbossing van dezelfde natte hooilanden en de drogere heides. Deze spontane verbossing was het gevolg van het verlaten van het traditioneel hooi- en graasbeheer doordat natte hooilanden en voedselarme heides minder interessant werden voor moderne landbouw. Momenteel bedraagt de bosoppervlakte in het studiegebied 2.861 ha. Hiervan is weliswaar slechts 406 ha historisch permanent 'oud bos', met andere woorden sinds het kaartblad van 1775 onafgebroken als bos gekarteerd (Figuur 5).

Dus slechts 5,2% van het oorspronkelijke bosareaal in 1775 blijft momenteel over. De nieuwe bosgebieden zijn vaak ontstaan door de verbossing van historische hooilanden (897 ha) of heides (194 ha).

Recente verbossing van Hagelandse hooilanden en urbanisatie van Hagelandse heides

De hooilanden op de Ferrariskaart (1775) waren een onderdeel van grote oppervlakten hooilanden in de overstrombare en dus vruchtbare rivier- en beekvalleien die tijdens de late middeleeuwen een cruciale rol speelden als hart van de hooiproductie voor het vee. Daarnaast werden voor pastorale doeleinden enkele van de drogere heuveltoppen ontbost vanaf de vroege Middeleeuwen waardoor er zich heidevegetaties ontwikkelden.

In de tweede helft van de 18de eeuw werden echter vele van de heides en een deel van de minder overstromingsgevoelige



Figuur 5. Ontwikkeling van bossen, hooilanden en heides in het studiegebied tussen 1775 en 2016. Rood: na 1775 omgezet in agrarisch gebied, blauw: na 1775 verbost, oranje: na 1775 omgezet in urbaan gebied, donkergroen: permanent habitat sinds 1775 en lichtgroen: recent habitat ontstaan na 1775.

hooilanden in landbouwgebied omgezet (resp. 217 ha en 1.554 ha, **Figuur 5**). Dit werd mogelijk gemaakt door het gebruik van technisch verbeterde ploegen (Minnen & Van Kerckhove 2000). In de loop van de 20ste eeuw vielen de overblijvende overstromingsgevoelige hooilanden verder ten prooi aan popu-
lieraanplantingen (427 ha) en spontane verbossing als gevolg van het stopzetten van beheer (470 ha). Van de oorspronkelijke hooilandoppervlakte in 1775 is anno 2016 een totaal van 897 ha verbost, waarvan 423 ha vanaf 1930 en 474 ha vanaf 1990. Daarnaast is 1.557 ha verloren gegaan ten voordele van intensief landbouwgebied en 154 ha omgezet in urbaan gebied. De

drogere heidegebieden zijn sinds 1775 voornamelijk verloren gegaan ten voordele van urbanisatie (195 ha), verbossing (194 ha) of omgezet in intensieve landbouw (322 ha, **Figuur 5**).

Grotere oppervlakten aaneengesloten hooiland- en heidegebieden zijn anno 2016 verdwenen in het studiegebied. De overgebleven hooilanden en heides beperken zich voornamelijk tot kleinere snippers in natuurreervaten. Bovendien is maar een erg beperkte oppervlakte aan historisch permanent habitat bewaard gebleven. Niet meer dan 67 ha hooilanden is permanent hooiland dat al sinds 1775 op elk kaartblad werd gekarteerd



Heidefragment in Gelrode met op de achtergrond oprukkende verbossing. (© Tobias Ceulemans)

Tabel 1. De verschillende R^2 (percentage verklaarde variatie) van de relatie tussen de huidige soortenrijkdom en de verschillende habitatoppervlaktes over de verschillende kaartjaren. Een hogere R^2 duidt op beter verband. Er waren onvoldoende heidefragmenten in de kaartjaren tussen 1775 en 1930 om een zinvolle R^2 te berekenen.

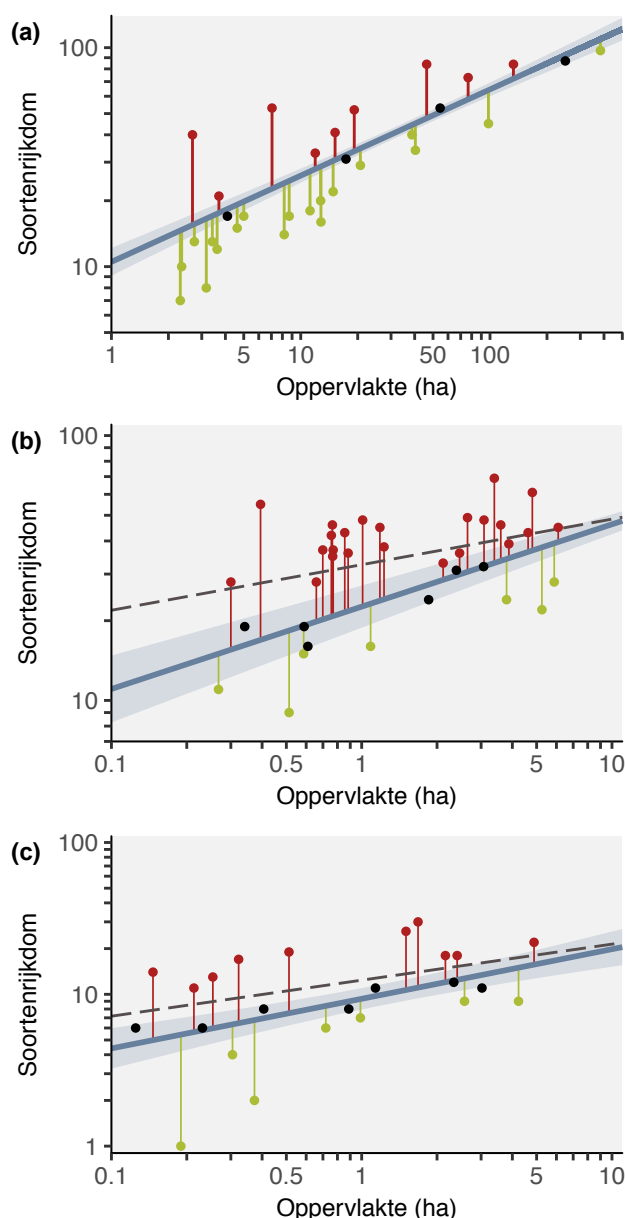
Kaartjaar	R^2		
	Bos	Hooiland	Heide
2016	0.72	0.12	0.15
1990	0.69	0.28	0.40
1930	0.70	0.62	/
1870	0.65	0.64	/
1775	0.68	0.82	/

als hooiland. Dit komt overeen met amper 2,5% hooiland ten opzichte van de oorspronkelijke hooilandoppervlakte in 1775 (2.676 ha). Wat heidegebieden betreft is er geen permanente heide, die reeds consequent sinds 1775 bestond, meer aanwezig in het studiegebied (Figuur 5).

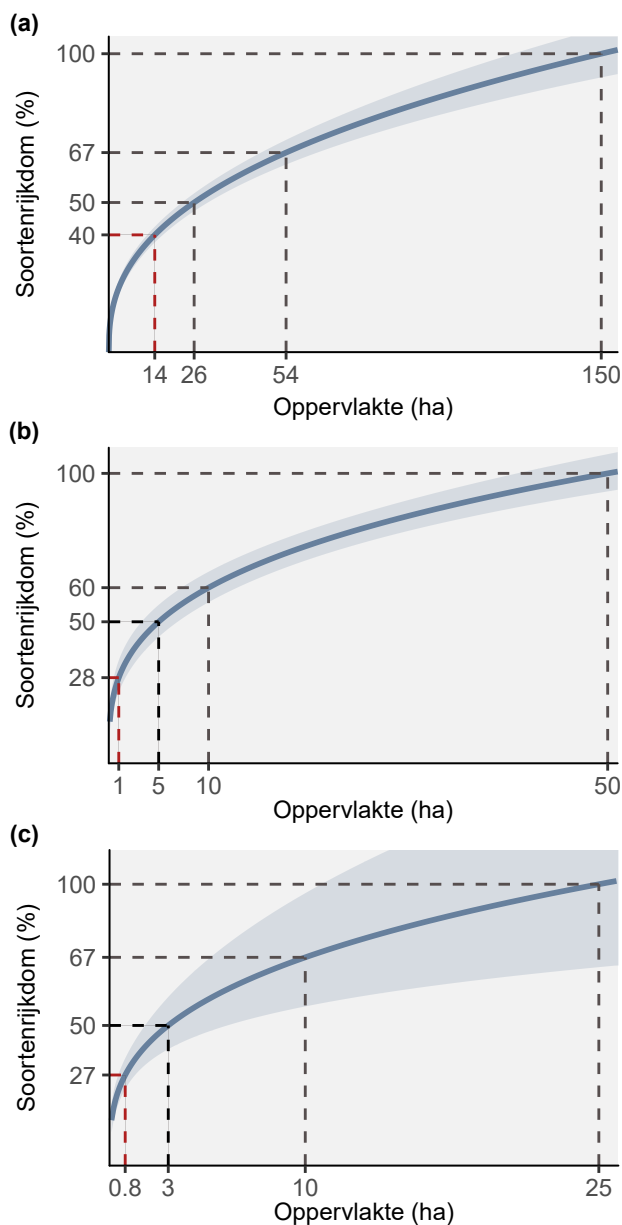
Extinctieschuld in Hagelandse hooilanden en kolonisatiekrediet in Hagelandse bossen

Om extinctieschuld of kolonisatiekrediet te detecteren werden 36 hooilandfragmenten, 24 heidefragmenten en 32 bosfragmenten onderzocht. Voor elk van deze fragmenten werd de soortenrijkdom bepaald door middel van veldinventarisaties in de periode maart 2014 tot augustus 2016. Ook werden waarnemingen van soorten per fragment opgevraagd bij het platform Waarnemingen.be voor de periode tussen 2006 en 2016 (Natuurpunt Studie 2017). Alleen waarnemingen van karakteristieke plantensoorten van de habitattypes bos, hooiland en heide werden weerhouden, bijvoorbeeld Dalkruid *Maianthemum bifolium* (bos), Pijptorkruid *Oenanthe fistulosa* (hooiland) en Dophei *Erica tetralix* (heide). In totaal komt dit neer op 75 bossoorten, 151 hooilandsoorten en 92 heidesoorten. Erg algemene soorten die in elk habitatfragment voorkomen zoals Smalle weegbree *Plantago lanceolata* en Pinksterbloem *Cardamine pratensis* werden niet opgenomen omdat deze niet bijdragen tot detecteren van verschillen tussen de fragmenten. Ook niet-inheemse soorten werden niet opgenomen omdat deze de effecten van extinctieschuld kunnen maskeren. Het is belangrijk om de juiste soorten in beschouwing te nemen aangezien extinctieschuld enkel verwacht wordt voor soorten gespecialiseerd in het onderzochte studiehabitat (Kuussaari et al. 2009).

Vervolgens werd de waargenomen soortenrijkdom gerelateerd aan de oppervlaktes van de fragmenten in de verschillende tijdsperiodes. We stelden vast dat de waargenomen soortenrijkdom in de onderzochte hooilandfragmenten het beste verklaard wordt door de habitatoppervlakte in 1775 en steeds minder goed door de daaropvolgende oppervlaktes en het minste door de oppervlakte in 2016 (Tabel 1). Deze verstoorde relatie tussen soortenrijkdom en oppervlakte is een sterke indicatie van extinctieschuld of kolonisatiekrediet. Voor heides waren er onvoldoende habitatfragmenten in de tijdsperiodes voor 1990



Figuur 6. Welke fragmenten vertonen extinctieschuld of kolonisatiekrediet? De figuren geven de actueel waargenomen soortenrijkdom weer in functie van de huidige oppervlakte van de habitatfragmenten (2016) voor (a) bossen, (b) hooilanden en (c) heides. De grijze stippellijn geeft het verband weer tussen oppervlakte in 2016 en de waargenomen soortenrijkdom. Indien extinctieschuld aanwezig is, is dit niet de trendlijn die het beste de relatie tussen oppervlakte en soortenrijkdom beschrijft. De blauwe volle lijn met 95% betrouwbaarheidsinterval geeft het beste verband tussen de waargenomen soortenrijkdom en de historische oppervlakte. Voor hooiland is dit de oppervlakte in 1775, voor heide die in 1990 en voor bos is de actuele oppervlakte het best gerelateerd aan de waargenomen soortenrijkdom (de grijze stippellijn valt hier dus samen met de blauwe volle trendlijn). De afwijking in soortenrijkdom ten opzichte van de beste trendlijn is een indicatie voor de aanwezigheid van extinctieschuld (rood: er worden meer soorten waargenomen dan verwacht op basis van de beste soort-oppervlakterelatie) of kolonisatiekrediet (groen: er worden minder soorten waargenomen dan verwacht). De zwarte punten vallen binnen het betrouwbaarheidsinterval van de regressielijn en hier lijkt de soortenrijkdom dus in evenwicht met de habitatoppervlakte. De schaal van de grafieken is logaritmisch.



Figuur 7. Soortenrijkdom in functie van de habitatoppervlakte voor (a) bossen, (b) hooilanden en (c) heides op basis van de beste soort-oppervlakte relaties. De huidige habitatoppervlakte van een bosfragment in het Kloosterbroek (14 ha) en gemiddelde oppervlakte van hooilanden in het Walenbos (1 ha) en heides op de Eikelberg (0,8 ha) en de bijhorende voorspelde soortenrijkdom zijn weergegeven in rode stippellijnen.

om zinvolle conclusies te trekken over deze periodes. Niettemin wordt de soortenrijkdom het beste verklaard door de habitat-oppervlakte in 1990 en niet in 2016, eveneens een indicatie van extinctieschuld of kolonisatiekrediet. Op **Figuur 9** kan worden vastgesteld dat 64% van de onderzochte hooilandfragmenten (23/36) en 42% van de onderzochte heidefragmenten (10/24) een hogere soortenrijkdom vertonen dan verwacht op basis van de fragmentoppervlakte (**Figuur 6**). Bijgevolg kan voor deze fragmenten worden verwacht dat er nog meerdere karakteristieke plantensoorten zullen verdwijnen. Onze resultaten wijzen uit dat het in hooilandfragmenten om gemiddeld 18 en in heidefragmenten om gemiddeld 11 plantensoorten gaat (resp. 42% en 59% van de gemiddelde totale soortenrijkdom).

In 19% van de hooilandfragmenten (7/36) en 29% van de heidefragmenten (7/24) werd er een kolonisatiekrediet waargenomen. Deze fragmenten bevatten namelijk minder soorten dan verwacht zou mogen worden op basis van de beste relatie tussen fragmentoppervlakte en soortenrijkdom (**Figuur 6**). Deze fragmenten zijn relatief recent ontstaan door recente natuurherstelwerkzaamheden. Voor fragmenten die ver van populaties van karakteristieke plantensoorten in andere fragmenten gelegen zijn, is effectieve zaadverbreiding onmogelijk en blijft kolonisatie bijgevolg achterwege. Anderzijds is kolonisatie ook vaak een traag proces waardoor nog niet alle plantensoorten zich naar deze fragmenten hebben kunnen verspreiden.

Voor bosfragmenten vonden we daarentegen dat de huidige soortenrijkdom het best verklaard wordt door de huidige oppervlakte. Vooral bij recent ontstane bossen vonden we een lagere soortenrijkdom dan verwacht zou mogen worden op basis van de fragmentoppervlakte. Bijna 60% van de bosfragmenten vertonen bijgevolg kolonisatiekrediet (19/32, **Figuur 6**). Aangezien slechts een beperkte oppervlakte aan historisch boshabitat bewaard is gebleven, is het waarschijnlijk dat recentere fragmenten niet gekoloniseerd kunnen worden omwille van de erg beperkte kolonisatiecapaciteiten van bossoorten.

Slechts 28% van de huidige bosfragmenten vertonen in onze analyse extinctieschuld (9/32, **Figuur 6**). Aangezien in het Hageland zowel ontbossing als bebossing gebeurde doorheen de jaren, is een verlengde tijd tot relaxatie te verwachten, zowel wat betreft de accumulatie als het verlies van soorten in verschillende bosfragmenten. De fragmenten met extinctieschuld zijn voornamelijk oude fragmenten met een relatief lage oppervlakte-toename doorheen de jaren. Onze resultaten wijzen uit dat gemiddeld vijftien soorten nog zullen uitsterven in deze kleinere bosfragmenten (20% van de gemiddelde totale soortenrijkdom).

Vertaling naar natuurherstel

Op basis van de beste relatie tussen habitatoppervlakte en soortenrijkdom kan een denkoefening gemaakt worden over de noodzakelijke oppervlakte om een gewenste plantensoortenrijkdom duurzaam te kunnen herbergen in een habitatfragment (**Figuur 7**). Zo werden bijvoorbeeld in het Walenbos (Tielt-Winge) een aantal verboste hooilanden met een gemiddelde oppervlakte van ongeveer 1 à 2 ha hersteld. Op basis van onze resultaten zou dit betekenen dat in deze fragmenten slechts 28% van de onderzochte karakteristieke hooilandsoorten een duurzaam onderkomen kunnen vinden. Als deze herstelde oppervlakte verdubbeld zou worden naar 5 ha, dan stijgt dit aandeel al naar 50% van de mogelijke soortenrijkdom in karakteristieke hooilandplanten. Door de logaritmische aard van de soort-oppervlakte relatie zou een verdere toename naar 10 ha vervolgens "slechts" een bijkomende toename van 10% betekenen. Op basis van onze gegevens is weliswaar al een minimale oppervlakte van 50 ha noodzakelijk om alle hooilandsoorten te herbergen (**Figuur 7**).

Natuurlijk betekent hooilandherstel vaak dat er hierdoor ook bos moet worden gekapt. Niettemin, indien de oppervlakte van elk hersteld hooilandfragment in het Walenbos verhoogd zou worden naar 5 ha, zou er 'slechts' 6% van de totale bosoppervlakte

moeten verdwijnen (27 ha). Aangezien het Walenbos bestaat uit ongeveer 450 ha quasi aaneengesloten bos, ver boven de 150 ha die nodig lijkt om het maximaal aantal bosplanten te herbergen, hoeft deze ingreep geen negatieve impact te hebben voor de lokale plantenbiodiversiteit van het bos (**Figuur 7**). Natuurlijk hangt dit ook af van de beheerkeuze voor welk locaties omgevormd worden. Historisch oud bos, waarvan er in de streek en bij uitbreiding in heel Vlaanderen nog maar een fractie overblijft, is vanzelfsprekend onvervangbaar. Maar spontaan verboste hooilanden, populierenplantages op voormalige hooilanden of bostypes waarvan er meerdere tientallen hectaren voorkomen in het gebied kunnen wel in aanmerking komen voor eventuele omvorming, zonder mogelijke nefaste gevolgen voor de bosflora.

Voor heides maken we dezelfde oefening aan de hand van de bestaande heidefragmenten op de Eikelberg (Gelrode) met oppervlaktes tussen 0,1 en 0,8 ha. Onze resultaten geven aan dat bij deze oppervlaktes een soortenrijkdom tussen 13% tot 27% van de onderzochte karakteristieke heidesoorten hier duurzaam zou kunnen voorkomen. Als de oppervlaktes verhoogd zouden worden naar 3 ha stijgt de potentiële soortenrijkdom reeds naar 50%. Een verdere toename in heideoppervlakte naar bijvoorbeeld 10 ha, zou wederom 'maar' een bijkomende toename van 17% inhouden door de logaritmische aard van de soort-oppervlakte relaties. Voor het herstel van de volledige potentiële soortenrijkdom van heidefragmenten wijzen onze gegevens tot slot uit dat een minimale oppervlakte van minstens 25 ha vereist is (**Figuur 7**). Als de oppervlakte van één heidefragment verhoogd zou worden naar 3 ha, zou er 'slechts' 7% bos van de totale bosoppervlakte moeten verdwijnen (2,3 ha). Indien elk heidefragment hersteld zou worden naar 3 ha, zou er 36% van de totale bosoppervlakte moeten verdwijnen (12 ha). Weer is het belangrijk om te wijzen op voorzichtigheid bij omvorming van boshabitat naar heide zodat er geen nefaste gevolgen zijn voor de bosflora door de inkrimping van de bosoppervlakte.

Voor bossen nemen we als voorbeeld een fragment oud bos in het Kloosterbroek (Rotselaar). Dit bosfragment heeft een oppervlakte van 14 ha, wat op basis van onze resultaten overeenkomt met een duurzame soortenrijkdom van 30 bossoorten (40% van het totaal aantal onderzochte karakteristieke bossoorten). Momenteel komen hier echter 35 bossoorten voor, wat wijst op enige extinctieschuld. Uitgaande van deze extinctieschuld zou het bosfragment bij voorkeur uitgebreid moeten worden om het voortbestaan van de waardevolle aanwezige bossoorten te waarborgen. Onze resultaten geven aan dat 35 bossoorten een minimale oppervlakte van 22 ha vereisen om op duurzame wijze te kunnen overleven. Bijgevolg is een bosuitbreiding van minstens 8 ha nodig om de huidige extinctieschuld te remediëren.

Conclusie

Karakteristieke plantensoorten van heides, maar vooral van hooilanden vertonen een aanzienlijke extinctieschuld in het Hageland. De grote extinctieschuld bij karakteristieke plantensoorten van hooilanden is waarschijnlijk te wijten aan de relatief recente sterke afname in habitatoppervlakte (na 1930). Dit betekent dat veel plantenpopulaties in deze habitats in de toekomst nog zullen verdwijnen, zelfs met een aangepast natuurbeheer:

het zijn fantoompopulaties. Hagelandse bossen daarentegen vertonen voornamelijk een kolonisatiekrediet. Dit is dan weer te wijten aan de relatief recente toename in bosoppervlakte (ten koste van historische hooilanden en heides) en de erg trage verbreding van karakteristieke bosplanten naar deze nieuwe bossen. De extinctieschuld in bossen is waarschijnlijk al 'afbetaald' omdat het grootste verlies aan bosoppervlakte relatief lang geleden plaatsvond (voor 1870) en er daardoor voldoende tijd is voorbijgegaan om de extinctie van lokale bosplantenpopulaties te laten plaatsvinden. Niettemin zijn er nog steeds enkele relatief kleine bosfragmenten die eveneens extinctieschuld vertonen.

Een deel van het verwachte uitsterven van plantenpopulaties kan waarschijnlijk voorkomen worden door herstel van voldoende grote oppervlaktes habitat op locaties waar recent habitat is verloren gegaan en nog steeds fantoompopulaties aanwezig zijn. Op basis van onze resultaten is er voor het duurzaam herbergen van de helft van de potentiële soortenrijkdom een minimale aaneengesloten oppervlakte van 3 ha heide, 5 ha hooiland en 26 ha bos noodzakelijk. Door de logaritmische aard van de soort-oppervlakte relatie komt een toename in oppervlakte vervolgens niet overeen met een evenredige toename in soortenrijkdom. Om de totale potentiële soortenrijkdom te herbergen lijkt een minimale aaneengesloten oppervlakte van 25 ha heide, 50 ha hooiland en 150 ha bos noodzakelijk. Het is echter ook belangrijk om erbij stil te staan dat deze oppervlaktes enkel gelden voor de plantensoortenrijkdom. Oppervlaktes voor het behoud van karakteristieke diersoorten liggen vaak vele malen hoger omwille van de grotere oppervlaktebehoefte van dieren. Bovendien houden deze oppervlaktes geen rekening met de vorm en ligging van de fragmenten in het landschap. Fragmenten met een grote omtrek zijn namelijk meer blootgesteld aan negatieve milieu-invloeden van buitenaf (randeffecten), wat de habitatkwaliteit en dus de soortenrijkdom van het fragment kan beïnvloeden. Onderzoek wijst uit dat fragmenten best een zo klein mogelijke rand-oppervlakte verhouding vertonen (kleine omtrek, grote oppervlakte) om nefaste randinvloeden, zoals bijvoorbeeld schaduw in hooilanden vanuit bosranden en inwaaien van meststoffen en bestrijdingsmiddelen vanuit landbouw, te beperken (Goovaerts 2017).

Het is zeer waarschijnlijk dat onze resultaten niet alleen van toepassing zijn op het Hageland, maar ook op de rest van Vlaanderen. Veel van de huidige plantenpopulaties in onze sterk versnipperde natuurgebieden zijn wellicht fantoompopulaties. Dat is bijzonder verontrustend. Recent gaat er meer en meer aandacht naar de rol van de landschapsmatrix in het leveren van ecosysteemdiensten en het behoud van biodiversiteit, waarbij extensivering van het landgebruik rondom natuurgebieden centraal staat. Het doel hiervan zou zijn om de negatieve milieu-invloeden op natuurgebieden via het realiseren bufferzones te beperken. Onze analyses tonen evenwel aan dat voor duurzaam behoud van biodiversiteit grotere en meer aaneengesloten natuurgebieden noodzakelijk zijn. Alleen het extensiveren van de landschapsmatrix rond de huidige natuursnippers zal de achteruitgang van biodiversiteit niet stoppen. Het vergroten van natuurgebieden dient bijgevolg absoluut de eerste prioriteit te krijgen.

SUMMARY

Goovaerts J., Honnay O. & Ceulemans T. 2018. Phantom populations and extinction debt. Biodiversity in fragmented habitats in the Hageland (Belgium), *Natuur.focus* 17(1): 18-28. [in Dutch]

Natural and semi-natural habitats in Flanders such as forests, meadows and heathlands are usually small and isolated relics of historically larger and more interconnected ecosystems. Nevertheless, these fragmented relics provide the last refugia of characteristic biodiversity and are therefore frequently subject of nature conservation schemes. However, these schemes may ultimately fail due to extinction debt of phantom populations. These populations are expected to go extinct, despite nature management efforts, due to insufficient habitat surface area left. By investigating the relationship between the currently observed biodiversity of forest, meadow and heathland fragments in the 'Hageland' (Belgium) on the one hand, and the current and historical habitat fragment surface area on the other, we show that 28% of forest fragments, 64% of meadows and 42% of heathlands show an extinction debt, indicating a risk of losing an average of 20%, 59% and 42% of the current characteristic plant diversity of these respective habitats. The higher extinction debt of heathlands and particularly meadows is most likely due to the (slightly) higher and more recent habitat loss as opposed to forests. No historically permanent heathlands and only 2,5% of historically permanent meadows remain in the region, as opposed to 5,2% historically permanent forest. Most forest area was lost prior to 1930 in favour of agricultural expansion, whereas most meadows were lost since 1930 in favour of afforestation. Our results emphasize the need to expand habitat surface area, through for instance nature restoration schemes, to ensure effective biodiversity conservation in the last remnant nature patches. To attain a maximum of characteristic plant diversity, our results indicate that a minimum of 150 ha of continuous forest area, 50 ha of meadow and 25 ha of heathland would be necessary.

DANKWOORD

Dank aan een anonieme lezer en de hoofdredacteur van *Natuur.focus* voor het becommentariëren van de tekst. Dank aan Natuurpunt Studie voor het verstrekken van gegevens van het platform Waarnemingen.be. De data afkomstig van Waarnemingen.be blijven eigendom van Natuurpunt Studie vzw. Deze gegevens mogen niet door derden worden gebruikt zonder specifieke gebruiksovereenkomst.

AUTEURS

Olivier Honnay is hoogleraar conservatiebiologie aan de KU Leuven en hoofd van de onderzoeksgroep Plant Conservation and Population Biology. Tobias Ceulemans is daar postdoctoraal onderzoeker bij het FWO. Deze studie was het onderwerp van de masterproef Biologie van Jozefien Goovaerts.

CONTACT

E-mail: tobias.ceulemans@kuleuven.be

REFERENTIES

- Adriaens D., Honnay O. & Hermy M. 2006. No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation* 133: 212-224.
- Bommarco R., Lindborg R., Marini L. & Öckinger E. 2014. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and Distributions* 20: 591-599.
- Goovaerts J. 2017. Landschapsverandering in het Hageland. Extinctieschuld en kolonisatiekrediet van plantensoorten in semi-natuurlijke habitattypes. KU Leuven.
- Hanski I. & Ovaskainen O. 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology* 16:666-673.
- Honnay O. & Jacquemyn H. 2010. Hoe groot is groot genoeg? De minimale omvang van een levensvatbare populatie vanuit populatiegenetisch perspectief. *Natuur.focus* 9(3): 117-123.
- Honnay O., Jacquemyn H., Vandepitte K., Stanton S. & Roldan-Ruiz I. 2008. Habitatversnippering is nefast voor de genetische integriteit van wilde plantensoorten. *Natuur.focus* 7(4): 140-147.
- Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R. K., Helm A., Krauss J., Lindborg R. et al. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 564-571.
- Lande R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142:911-927.
- Mergeay J. 2017. Translocaties in natuurbeheer. Controversieel en essentieel. *Natuur.focus* 16(3): 121-128.
- Minnen B. & Van Kerckhove B. 2000. Hagelandse Heuvelstreek. Toerisme Vlaams-Brabant vzw.
- Natuurpunt Studie. 2017. Waarnemingen afkomstig van Waarnemingen.be, de website voor natuurinformatie van Natuurpunt en Stichting Natuurinformatie. Deze gegevens mogen niet worden overgenomen zonder toestemming.
- Saar L., Takkis K., Pärtel M. & Helm A. 2012. Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? *Diversity and Distributions* 18: 808-817.
- Steffan-Dewenter I. & Tschardtke T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440.
- Vellend M., Verheyen K., Jacquemyn H., Kolb A., Van Calster H., Peterken G. et al. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87: 542-548.